



TITLE:

脊髄の樹状突起束:とくにOnuf核と横隔神経核について

AUTHOR(S):

小西, 昭; 水野, 昇; 佐藤, 学; 池田, 美智子; 安井, 幸彦

CITATION:

小西, 昭 ...[et al]. 脊髄の樹状突起束:とくにOnuf核と横隔神経核について. 京都大学医療技術短期大学部紀要 1981, 1: 89-103

ISSUE DATE:

1981

URL:

<http://hdl.handle.net/2433/49246>

RIGHT:

脊髓の樹状突起束：とくに Onuf 核と横隔神経核について

小西 昭, 水野 昇*, 佐藤 学**,
池田美智子***, 安井 幸彦*

The Dendrite Bundles of the Perineal and Phrenic Motoneurons

Akira KONISHI, Noboru MIZUNO*, Manabu SATO**,
Michiko IKEDA*** and Yukihiro YASUI*

ABSTRACT: Large dendrite bundles (LDBs) of the perineal and phrenic motoneurons (MNs) were observed light and electron microscopically in the cat, dog, and Japanese monkey after labeling the MNs by the horseradish peroxidase (HRP) method. No special differences were noted in the structural features of the LDBs among the animals used in the present study. The LDBs were composed of longitudinally-oriented 1,000–2,000 dendrites, and interspersed with somata of the MNs, myelinated nerve fibers, glial cells, and blood capillaries. The diameter of the LDBs ranged from 200 μm to 400 μm . On occasions dendritic membranes were in casual apposition for a considerable distance. Desmosome-like junctions were also found infrequently between adjacent dendrites. Neither gap junctions nor dendrodendritic synapses, however, were found.

Dendrite bundles of the phrenic MNs were also examined in the cat after labeling the phrenic MNs with HRP injected into the diaphragm. Within the confines of the phrenic nucleus, 20–30 dendrite bundles were seen; each of these dendrite bundles was composed of 10–60 dendrites. Other ultrastructural features of the dendrite bundles of the phrenic MNs were essentially the same as those of the perineal MNs.

Possible functional significance of the dendrite bundles of MNs was discussed.

京都大学医療技術短期大学部
College of Medical Technology, Kyoto University

* 京都大学医学部解剖学教室第一講座

* Department of Anatomy (First Division), Faculty of Medicine, Kyoto University

** 滋賀医科大学脳神経外科学教室

** Department of Neurosurgery, Shiga University of Medical Science

*** 関西医科大学第二解剖学教室

*** Department of Anatomy, Kansai Medical University

1981年6月受付, 同年8月受領

緒 言

樹状突起が3本から30本程度集合し、一束となって走行する時、これを“樹状突起束”(dendrite bundle, DB)と呼ぶ。DBの電気生理学的研究は未だ行なわれていないが、それが哺乳類の脳に普遍的に存在していることからみて基本的に重要な役割をになっていると考えられている^{1,2)}。

一般的なDBの概念よりはるかに多数の樹状突起で構成される大樹状突起束(large dendrite bundle, LDB)の存在がラットの第6腰椎前角で報告されている^{3,4)}。すなわち、前角の背内側部と腹外側部にLDBが存在し、腹外側部のLDBは1,400~1,600本の樹状突起からなっている。このLDBを構成するニューロンは、存在部位から見て運動ニューロンであり、支配筋は殿筋あるいは後肢³⁾、会陰部⁴⁾の筋の何れかであろうと推測されていた。

著者らは、西洋ワサビ過酸化酵素(HRP)を筋に注入し、逆行性軸索輸送を利用して当該筋を支配する起始ニューロンを検出する方法により(いわゆるHRP法)^{5,6)}、ネコ仙髄のY核(Onuf核)の運動ニューロンが会陰筋を支配することを証明した^{7,8)}。ついで、この核を電子顕微鏡(電顕)で観察し、樹状突起の総数2,000におよぶLDBを見出し、その微細構造について報告した⁹⁾。

また、ラットの会陰筋にHRPを注入して起始核を調べたところ、LDBの存在する領域に一致して運動ニューロンが標識された¹⁰⁾。以上の実験から、一般に哺乳類の会陰筋運動核(Onuf核)のニューロンは、通常のDBより桁違いに樹状突起の数の多いLDBを形成すると推測される。しかし、これまでにOnuf核のLDBが電顕的に観察されているのはネコ^{9,11)}とラット^{2,3)}のみである。

そこで、イヌとニホンザルのOnuf核をHRP法によって同定し、LDBを電顕で観察し、若干の形態計測を行なった。ネコについても同様な計測を行なったので比較検討する。ま

た、LDBとの比較検討のため、DBが多いことが知られているネコの頸髄の横隔神経核^{2,12)}をHRP法で同定し、DBの微細構造を調べた。これらの結果から、DBあるいはLDBの機能について考察を加える。

材 料 と 方 法

動物をsodium pentobarbitalで麻酔し、目的の筋を外科的に露出した後、1~20% HRPと2% DMSOを0.9%滅菌食塩水に溶解し、筋の体積にしたがって20~1,000 μ lを筋に注入した。HRP注入を行なった動物の数と筋を下に示す。

ネコ、25匹：外肛門括約筋、坐骨海綿体筋、膀胱および直腸平滑筋、横隔膜
イヌ、6匹：外肛門括約筋、坐骨海綿体筋
ニホンザル、2匹：外肛門括約筋

HRP注入後、20~48時間で動物を再び麻酔し、左心室より灌流固定した。

光顕標本の作製にあたっては、固定液として0.1M 磷酸緩衝8% formalin液(pH7.4)を用い、脊髄を摘出し、60 μ m凍結切片としてHRP検出反応を行なった。反応のchromogenとしては、3,3'-diaminobenzidine tetrahydrochloride¹³⁾、benzidine dihydrochloride¹⁴⁾、3,3',5,5'-tetramethyl benzidine¹⁵⁾を使用した。HRP法による運動ニューロン標識法の詳細については別に報告がある^{8,9,16)}。

電顕試料の作製には、0.1M 磷酸緩衝液(pH7.4)に1% paraformaldehydeと1.5% glutaraldehydeを加えた固定液を用いた。ビブラトームを用い、100-200 μ mの切片を作製してHRP検出反応を行なった。HRP検出反応にはGraham-Karnovsky法¹³⁾、Streit-Reubi法¹⁷⁾または著者らの開発したcobalt-glucose oxidase法¹⁸⁾を用いた。ついで、試料を常法にしたがってエポキシ樹脂に包埋し、1 μ mの切片を作製して、それぞれの運動核または副交感神経核をHRP標識細胞の存在によって確認した後、超薄切片とした。電子染色として酢酸ウランとクエン酸鉛の二重染色を行ない、日立

HU-12 型電顕で観察した。

また、電顕用試料の $1\mu\text{m}$ 切片を toluidine blue で染色した標本について、明視野あるいは暗視野顕微鏡下で計測を行なった。

結 果

1. 光学顕微鏡所見

- 1) ネコの会陰筋（外肛門括約筋，坐骨海綿体筋），または膀胱，直腸平滑筋に HRP を注入した例。

会陰筋支配運動核と膀胱直腸支配副交感神経核の存在部位とその配列に関しては、既に報告した通りである^{8,10)}。

仙髄の横断切片について、会陰筋運動ニューロン群 (Onuf 核) を髄鞘染色標本 (図1-A) あるいはエポン包埋の $1\mu\text{m}$ 切片 (図2-A) で観察すると、周囲の組織とは明瞭に識別できる明るい領域の中に散在している。この組織像はヒトの Onuf 核のそれとほとんど同じである。この明るい領域に一致して多数の樹状突起の横断像が密集して存在する。

HRP 反応後の Onuf 核を矢状断切片で見ると、ニューロンは吻尾方向に細長く、樹状突起も同方向に走行するものが圧倒的に多い (図1-C)。細胞体の密度は均一でなく、細胞体の多い場所と少ない場所が数珠状に連なっている。このため、同一個体でも、横断切片のレベルによって Onuf 核領域の平均直径と運動ニューロンの数はかなり変動する。

一方、副交感神経核 (nucleus intermediolateralis inferior) のニューロンは、後角基部に存在し仙髄の横断面と同一平面内に細長く伸び、樹状突起もその多くは水平方向に走行し、Onuf 核ニューロンとは形態学的に全く異なる。また、この領域には顕著な樹状突起束 (dendrite bundle, DB) は認められなかった。

- 2) イヌの会陰筋（外肛門括約筋，坐骨海綿体筋）に HRP を注入した例。

注入側と同側の第1仙髄の中位レベルから第2仙髄の吻側に至る前角腹外側部の小形ないし中形の運動ニューロンが標識された。仙髄の横

断面で標識ニューロンの存在する領域をエポン包埋の $1\mu\text{m}$ 切片で観察すると、ネコの場合と同様に、周囲の組織に比べて際立って明るく見える (図2-B)。この明るい領域には、直径数ミクロンの樹状突起の横断像が密集している。

- 3) ニホンザルの外肛門括約筋に HRP を注入した例。

第1仙髄前角の腹外側部の小形ないし中形の運動ニューロンが標識された。ネコおよびイヌの場合と同様、標識ニューロンの存在する領域は明るく見え、直径数ミクロンの樹状突起が密集して大樹状突起束 (LDB) を形成している (図2-C)。

- 4) ネコ、イヌ、ニホンザルの Onuf 核の樹状突起束の比較。

LDB を構成する樹状突起数は断面によってかなりの変動があるが、一般に1,500程度で、ニホンザルでは他の動物よりもやや多い傾向がある。運動ニューロンの直径は $20\sim 30\mu\text{m}$ のものが多く動物の種類による相違はほとんどない。Onuf 核領域にみられる有髄神経線維はニホンザルが最も少なく、ネコおよびイヌの半数以下であった。グリア細胞と毛細血管の数も Onuf 核の径の大きい断面では、どの動物でも大差はなかった (表1)。

- 5) ネコの横隔膜に HRP を注入した例。

第5、第6頸髄を中心に、前角の最腹側の中形の運動ニューロンが標識される。注入側と反対側のニューロンが稀に弱く標識される場合があるが、HRP が反対側の横隔膜へ拡散した結果であると考えられる。電顕包埋の $1\mu\text{m}$ 横断切片で観察すると、標識運動ニューロンが出現する領域は直径 $350\mu\text{m}$ 前後の明るい円形を示しているが、Onuf 核の場合ほどその輪郭が鮮明ではない。しかし、この領域には樹状突起の横断面が直径 $2\mu\text{m}$ 前後の円形の明るい構造物として多数認められた。これらの樹状突起は10~60本が一束となって DB を形成していた。核の領域に見られた DB の数は、標本によって異なるが、一般に20~30であった。

運動ニューロンと DB の他に、主として吻

表1 Onuf 核と横隔神経核の計測値

運動神経核	Onuf 核	Onuf 核	Onuf 核	Onuf 核	Onuf 核	横隔神経核
動物種	ネコ	イヌ	ニホンザル	ラット a Wister	ラット b Long-Evans	ネコ
短 径 (μm)	150—200	180—300	200—250	(250)	(640)	250—350
長 径 (μm)	200—350	250—330	250—300	(250)	(910)	300—450
樹状突起数	1,000—2,000 (1,500—1,760) c	1,500—1,800	1,700—2,300	(1,400)以上	(1,242—1,678)	700—1,200
有髄神経数	500—800	450—700	250—450	—	—	1,500—2,000
運動ニューロン数	2—16	2—19	1—14	—	—	3—14
運動ニューロン直径 (μm)	14—40	18—45	20—38	(25—35)	(14—25)	18—48
グリア細胞数	17—21	20—44	26—34	—	—	30—40
毛細血管数	10—27	15—25	16—24	—	—	15—25
運動ニューロン総数	900	—	—	—	(398)	(900) d

エポン包埋 $1\mu\text{m}$ 切片を toluidine blue 染色した標本の一側について計測した数値を示したものである。ただし、運動ニューロン総数の計測は、 $60\mu\text{m}$ の連続切片を用いた。アルファベットの小文字で示した欄の数値は文献から引用したもので、対応する引用文献は、a:3, b:4, c:11, d:52である。ラットには外側および内側大樹状突起束があるが、文献3と4のデータは前者だけを調べている。

尾方向に走る有髄神経線維、グリア細胞、毛細血管なども認められた (図3-B)。数量的データは表1に示すとおりである。

2. 電子顕微鏡所見

Onuf 核のニューロンおよび横隔膜ニューロンの細胞体および樹状突起の微細構造は運動ニューロンのそれに一致する^{19,20,21)}。

光学顕微鏡的に明るく見える Onuf 核領域に一致して多数の樹状突起が密集して存在する。Onuf 核領域と横隔膜ニューロン領域を比較すると、Onuf 核領域の方が樹状突起の密度が高いため、個々の DB の境界が不鮮明で、全体として LDB を構成する。また、Onuf 核領域の方が有髄神経線維が少ない。

1) DB と LDB の微細構造

ネコ、イヌ、ニホンザルで観察所見とくに差はなかった。横隔神経起始核の DB も Onuf 核の LDB もともに主として吻尾方向に配列する。Onuf 核を脊髄の縦断切片で見ると、5～20本の樹状突起で構成される DB が少数ながら水平方向に走るのが認められた。連続切片で観察すると、LDB と DB の個々の樹状突起は相互にゆるやかによじれながら走行していた。

樹状突起の明るい基質の中には、ほぼ均一に

分布した微細管、散在性の神経線維、ミトコンドリア、小胞体、空胞、ライゾーム、遊離リボソームなどが認められた (図3-C)。樹状突起の横断像の直径は $1\sim 4\mu\text{m}$ のものが多いが、最小 $0.2\mu\text{m}$ から最大 $9\mu\text{m}$ にもおよぶ。

約 20nm の細胞間隙を隔てて樹状突起と接触する神経組織要素を接触長の長いものから順に並べると、星状膠細胞の突起 (図3-C, 4-D)、神経終末 (図3-C, 4A-D)、無髄神経線維 (図3-C)、樹状突起 (図3A-C, 4A-D, 5A-B)、運動ニューロンの細胞体、ミエリン鞘である。樹状突起と樹状突起の接触は意外に少ないが、3本の樹状突起間の接触も見られた。なお、樹状突起間の接触には通常の接触 (casual apposition) (図4-A, 5-A) 以外に時に desmosome 様の結合が見られた (図3-C, 5-B)。しかし、狭間隙結合 (gap junction) や樹状突起間のシナプス (dendrodendritic synapse) は見られなかった。

2) 軸索-樹状突起シナプス (axodendritic synapse)

神経終末には、S型 (球形のシナプス小胞を含む)、P型 (多形性のシナプス小胞を含む)、F型 (楕円形のシナプス小胞を含む)、G型 (有

芯小胞を5個以上含む), C型(後シナプス側に大型のシナプス下槽を伴う), T型(S型の中で後シナプス側に Taxi 小体²²⁾を伴う)の6型がみられた。樹状突起上のシナプスにはS型終末が最も多く(図3-C, 4A-C), 一方, 細胞体にはS型よりP型終末が多い。

軸索-樹状突起シナプスは, 樹状突起の横断面1個について1~3個存在する場合が多いが, 近位樹状突起では10個におよぶことがある。また, 1個の神経終末が同時に2~4本の樹状突起とシナプスする例も認められた(図4-A)。

樹状突起棘(dendritic spine)は極めて少ないが, ネコの場合に crest type^{23~28)}の棘が時に認められ, S型, P型あるいはF型の終末がシナプスする(図4-C)。

3) 軸索-細胞体シナプス(axosomatic synapse)

運動ニューロンの細胞体には, 樹状突起に終止するのと同様な神経終末が見られた。ただし, T型終末(図3-C, 4-B)のみは細胞体上には認められなかった。

運動ニューロンに見られた最も特徴的な神経終末は, よく発達したシナプス下槽をもつ大型の終末(C型)である。この型は一次樹状突起にもシナプスする。このC型終末が, 軸索-細胞体終末の全数のなかで占める割合は, どの領域の運動ニューロンについても7~10%程度で, ほゞ一定している。細胞体棘(somatic spine)は稀な存在ではなく, これにシナプスする神経終末としてはS型, P型, F型の3種類が認められた⁹⁾。

考 察

1. Onuf 核と会陰筋の関係

膀胱直腸機能および生殖機能に直接的な関係をもつ会陰部の横紋筋(会陰筋)と骨盤内臓平滑筋が, それぞれ体性神経ないし自律神経の支配を受けることは周知の事実である。しかし, これらの神経の起始核の局在に関しては従来の細胞構築学的あるいは逆行変性法による研究では方法的な限界があって明確な結論が得られて

いない¹⁰⁾。なかでも仙髄の Onuf 核は²⁹⁾, 体性または自律神経系のいずれに属するかさえ決定されておらず^{30~36)}, 神経解剖学の成書にも, 2, 3の例外を除いては Onuf 核の記載はない。しかし, 近年, 万年らは, 筋萎縮性側索硬化症(ALS)の臨床症状と仙髄の病理所見に基づいて, 第2仙髄前角の Onuf 核が膀胱直腸の外括約筋を支配する可能性を強く示唆している^{37~40)}。

一方, 著者らは, HRP 法を用いてネコの仙髄のY核³³⁾が会陰筋のうちで少なくとも外肛門括約筋と坐骨海綿体筋を支配する体性運動神経核であり, ヒトの Onuf 核と形態学上相同であることを, また, 膀胱直腸の平滑筋を支配する副交感神経核は仙髄の中間外側核に局在することを実験的に明かにした^{8,10)}。この研究について, 種々の哺乳類の会陰筋支配運動神経核(Onuf 核)と仙髄副交感神経核の局在に関して HRP 法による研究が次々に発表された。Onuf 核に関係した報告では, ネコ^{41~43)}, イヌ新生児⁴⁴⁾, イヌ⁴⁵⁾, ウサギ⁴⁶⁾, リスザル⁴⁷⁾などのものがある。これらの研究では HRP は会陰筋のうち, 外肛門括約筋, 外尿道括約筋, 坐骨海綿体筋, 球海綿体筋のいずれかに注入され, いずれも Onuf 核が標識されている。Onuf 核は, 動物によって多少異なるが, 第1~第3仙髄を中心とする前角の腹外側部に局在する。また, これらのニューロンは吻尾方向に細長い小形ないし中形のニューロンで, 樹状突起も同方向に走り, 核の領域は全体として際立って明るい。これらの所見は著者らのネコ, ラット, イヌ, ニホンザルの所見と一致するものである。ラットの Onuf 核は例外的に第6腰髄に存在するが, その組織像は他の動物のそれと良く似ている。

会陰筋のなかでも肛門挙筋を支配する運動ニューロンは大型で, 前角の最腹側に局在し, Onuf 核とは別の前角細胞群を形成する^{8,43,45)}。

Onuf 核のニューロンが, 横紋筋と平滑筋の双方を支配するという主張があるが^{41,42)}, これを支持する報告はない。著者らも所見の解釈の誤り(HRPの拡散の問題)としてこれを否定

した¹⁰⁾。また、電顕所見からも、Onuf 核ニューロンは運動ニューロンとしての特徴をもち、中間外側核のニューロンとは異なるニューロンである。したがって、異所性の副交感ニューロンが Onuf 核に迷入することはあるとしても、Onuf 核ニューロンが会陰筋を支配する運動ニューロンであることは確定的である。

2. Onuf 核の大樹状突起束

脊髄の灰白質、とくに前角に樹状突起束 (dendrite bundle, DB) が存在するという報告は少なくないが^{1,2)}、なかでも DB の多い領域として横隔神経起始核と陰部神経起始核があげられている。後者の主体は Onuf 核である。脊髄の DB に関するこれまでの光顕的研究で、最も大きい DB の直径は $85\mu\text{m}$ でそれを構成する樹状突起の数は25程度である。これはネコの第6、第7腰髄および第1仙髄の前角で得られた数値である。また、他の動物で仙髄の前角を含む領域が調べられているが、DB の直径と樹状突起数はさらに小さい²⁾。一方、電顕標本を $1\mu\text{m}$ 切片として光顕的に観察すると表1に示したように、ラット^{3,4)}、ネコ^{9,11)}、イヌ、ニホンザルの Onuf 核領域は1,000~2,000本におよぶ樹状突起によって占められていることが判明した。

ラットの Onuf 核の樹状突起は全体として大樹状突起束 (large dendrite bundle, LDB) と命名されているが^{3,4)}、この LDB は、ニューロン、有髄線維、グリア細胞、毛細血管などを含む領域を占めており、純粋な DB とはいえない。ネコ、イヌ、ニホンザルの Onuf 核の LDB も DB とその他の要素から成っている。

Onuf 核の個々の運動ニューロンの樹状突起の長さは $400\sim 600\mu\text{m}$ で、 $1,000\mu\text{m}$ に達するものは少い。運動ニューロンの細胞体は脊髄の長軸方向に散在しているので、これらの運動ニューロンの樹状突起は次々に DB に参加し、また消滅しながら DB 全体としては個々の運動ニューロンの樹状突起よりはるかに長い距離を脊髄の長軸方向に走行することになる (図1-C)。Scheibel ら¹⁾ は、ネコの脊髄運動ニュー

ロンについて Golgi 鍍銀法によって同様の所見を得ており、さらに運動ニューロンの樹状突起の80%が DB を構成すると述べている。また、運動ニューロンの樹状突起の一部が他の運動ニューロン群の DB に入ることをも観察している。すなわち、一束の DB には異なる筋を支配する運動ニューロンの樹状突起が含まれている可能性がある。

Onuf 核の DB を電顕的に観察した結果、一個の神経終末が二本以上の樹状突起とシナプスする例 (入力が発散) が見られた。また、樹状突起間の直接的な接触も認められた。これらの所見は電顕切片の一断面では決して多いとは云えないが、個々の樹状突起の長さを考慮に入れると、他の樹状突起と共有する神経終末、樹状突起間の接触はかなりの数に上ると考えられる。

Nelson は、ネコの脊髄の運動ニューロンを刺激すると隣接する運動ニューロンに短潜時 (化学シナプスを介する伝達時間より短い) の促通が起り、この促通を時間的に加重すると隣接ニューロンに活動電位が発生することを報告した⁴⁸⁾。Matthews らは、ネコの腰仙髄の前角運動ニューロンを電顕的に調べ、Nelson の報告した運動ニューロン間の電気緊張的連関 (electrotonic coupling) の起る部分が、樹状突起間の接触部であると主張している⁴⁹⁾。一方、ニューロン間の電気緊張的連関の起る場所は狭間隙結合 (gap junction) であるとする説が有力であるが^{50,51)}、Onuf 核をはじめ脊髄の前角運動ニューロンの DB に gap junction が発見されたという報告は哺乳類にはない。しかし、Onuf 核では樹状突起が密集し、樹状突起間の接触部分の距離も長く (図5-A)、Matthews らの説が正しければ、Onuf 核の DB を一つの機能単位と見做すことができよう。

以上により、DB はそれを構成する運動ニューロン群の同期的活動を起すのに都合のよい構造であるように思える。また、樹状突起間の電気緊張的連関によって、運動ニューロン群の発火活動を一定時間維持する反響回路が構成される可能性も考えられる¹⁾。

3. Onuf 核の DB と横隔神経核の DB の比較

ネコの脊髄で、とくに樹状突起束の発達が著明なのは Onuf 核と横隔神経核である^{2,12,52)}。本研究で、両核の DB は微細構造上類似点が多いことが明らかとなった。

四肢の横紋筋とこれを支配する運動ニューロンの電気生理学的性質の間には相関関係があることが知られている^{53,54)}。すなわち、緊張筋支配の運動ニューロンでは発火後の後過分極の期間が相動筋支配の運動ニューロンのそれより長い。ネコの外尿道括約筋と外肛門括約筋の運動ニューロンに関する Mackel の研究によると、緊張筋である外括約筋を支配する Onuf 核の運動ニューロンでは発火後の後過分極の持続期間が相動筋である内側腓腹筋運動ニューロンのそれとほとんど変りがない⁵⁵⁾。この事実は、四肢の筋とその運動ニューロンの関係から見ると全く例外的である。興味あることに、Onuf 核運動ニューロンのこの例外的な性質は横隔膜運動ニューロンにおいても報告されている⁵⁶⁾。すなわち、横隔膜は緊張筋であるにもかゝらず、その支配ニューロンの発火後の後過分極の期間は短い。Onuf 核ニューロンと横隔膜ニューロンに共通してみられるこのような性質と、両者にみられるよく発達した DB との間でどのような関連性があるのか、電気生理学的な研究が待たれるところである。

本研究の一部は、昭和54年度文部省特定研究・難病「筋萎縮性側索硬化症の成因と発症機構」および昭和55年度文部省一般研究に対する科学研究費補助金の援助によって行われた。また、附図の作製にあたっては京都大学医学部解剖学教室写真室主任：上杉 章技官のご協力をいただいた。

文 献

- 1) Scheibel, M. E. & Scheibel, A. B.: Organization of spinal motoneuron dendrites in bundles. *Exp. Neurol.* 28: 106-112, 1970.
- 2) Roney, K. J., Scheibel, A. B. & Shaw, G. L.: Dendritic bundles: survey of anatomical experiments and physiological theories. *Brain Res. Rev.* 1: 225-271, 1979.
- 3) Kerns, J. M. & Peters, A.: Ultrastructure of a large ventrolateral dendritic bundle in the rat ventral horn. *J. Neurocytol.* 3: 533-555, 1974.
- 4) Anderson, W. J., Stromberg, M. W. & Hinsman E. J.: Morphological characteristics of dendrite bundles in the lumbar spinal cord of the rat. *Brain Res.* 110: 215-227, 1976.
- 5) Kristensson, K. & Olsson, Y.: Retrograde axonal transport of protein. *Brain Res.* 29: 363-365, 1971.
- 6) Kristensson, K., Olsson, Y. & Sjöstrand, J.: Axonal uptake and retrograde transport of exogenous proteins in the hypoglossal nerve. *Brain Res.* 32: 399-406, 1971.
- 7) 水野 昇: 神経回路網の構成. 生体の科学 28: 143-158, 1977.
- 8) Sato, M., Mizuno, N. & Konishi, A.: Localization of motoneurons innervating perineal muscles: a HRP study in cat. *Brain Res.* 140: 149-154, 1978.
- 9) Konishi, A., Sato, M., Mizuno, N., Itoh, K., Nomura, S. & Sugimoto, T.: An electron microscope study of the areas of the Onuf's nucleus in the cat. *Brain Res.* 156: 333-338, 1978.
- 10) 佐藤 学・水野 昇・小西 昭: 会陰筋運動神経細胞の HRP 法による同定. 神経内科 10: 339-346, 1979.
- 11) Takahashi, K. & Yamamoto, T.: Ultrastructure of the cell group X of Onuf in the cat sacral spinal cord. *Z. mikrosk.-anat. Forsch.* 93: 244-256, 1979.
- 12) Dekker, J. J., Lawrence, D. G. & Kuypers, H. G. J. M.: The location of longitudinally running dendrites in the ventral horn of the cat spinal cord. *Brain Res.* 51: 319-325, 1973.
- 13) Graham, R. C., Jr. & Karnovsky, M. J.: The early stages of absorption of injected horseradish peroxidase in the proximal tubules of mouse kidney: ultrastructural cytochemistry by a new technique. *J. Histochem. Cytochem.* 14: 291-

- 302, 1966.
- 14) deOlmos, J. S. & Heimer, L.: Mapping of colateral projection with the HRP method. *Neurosci. Lett.* 6: 107-114, 1977.
- 15) Mesulam, M.-M.: Tetramethyl benzidine for horseradish peroxidase neurohistochemistry: a noncarcinogenic blue reaction-product with superior sensitivity for visualizing neural afferents and efferents. *J. Histochem. Cytochem.* 26: 106-117, 1978.
- 16) Mizuno, N., Konishi, A. & Sato, M.: Localization of masticatory motoneurons in the cat and rat by means of retrograde axonal transport of horseradish peroxidase. *J. comp. Neurol.* 164: 105-116, 1975.
- 17) Streit, P. & Reubi, J. C.: A new and sensitive method for axonally transported horseradish peroxidase (HRP) in the pigeon visual system. *Brain Res.* 126: 530-537, 1977.
- 18) Itoh, K., Konishi, A., Nomura, S., Mizuno, N., Nakamura, Y. & Sugimoto, T.: Application of coupled oxidation reaction to electron microscopic demonstration of horseradish peroxidase: cobalt-glucose oxidase method. *Brain Res.* 175: 341-346, 1979.
- 19) Conradi, S.: On motoneuron synaptology in adult cats An electron microscopic study of the structure and location of neuronal and glial elements on cat lumbosacral motoneurons in the normal state and after dorsal root section. *Acta Physiol. Scand. (Suppl.)* 332: 5-115, 1969.
- 20) Conradi, S.: Functional anatomy of the anterior horn neuron. In *The Peripheral Nerve*, ed. Landon, D. N., p. 279-329, Chapman and Hall, London, 1976
- 21) McLaughlin, B. J.: The fine structure of neurons and synapses in the motor nuclei of the cat spinal cord. *J. comp. Neurol.* 144: 429-460, 1972.
- 22) Taxi, J.: Étude de l'ultrastructure des zones synaptiques dans les ganglions sympathiques de la Gremouille. *C. R. Acad. Sci.* 252: 174-176, 1961.
- 23) Akert, K., Pfenninger, K. & Sandri, C.: The fine structure of synapses in the subfornical organ of the cat. *Z. Zellforsch.* 81: 537-556, 1967.
- 24) Milhaud, M. & Pappas, G. D.: Post-synaptic bodies in the habenula and interpeduncular nuclei of the cat. *J. Cell Biol.* 30: 437-441, 1966.
- 25) Milhaud, M. & Pappas, G. D.: The fine structure of neurons and synapses of the habenula of the cat with special reference to sub-junctional bodies. *Brain Res.* 3: 158-173, 1966.
- 26) Mizuno, N. & Nakamura, Y.: Direct hypothalamic projections to the locus coeruleus. *Brain Res.* 19: 160-163, 1970.
- 27) Mizuno, N. & Nakamura, Y.: An electron microscope study of terminal degeneration of the fasciculus retroflexus Meynerti within the interpeduncular nucleus of the rabbit. *Brain Res.* 65: 165-169, 1974.
- 28) Mizuno, N., Nakamura, Y. & Iwahori, N.: An electron microscope study of the dorsal cap of the inferior olive in the rabbit, with special reference to the pretecto-olivary fibers. *Brain Res.* 77: 385-395, 1974.
- 29) Onuf (Onufrowicz), B.: On the arrangement and function of the cell groups of the sacral region of the spinal cord in man. *Arch. Neurol. Psychopathol.* 3: 387-412, 1900.
- 30) Laruelle, L.: La structure de la moelle épinière en coupes longitudinales. *Rev. Neurol.* 67: 695-725, 1937.
- 31) Romanes, G. J.: The motor cell columns of the lumbo-sacral spinal cord of the cat. *J. comp. Neurol.* 94: 313-363, 1951.
- 32) Rexed, B.: A cytoarchitectonic atlas of the spinal cord in the cat. *J. comp. Neurol.* 100: 297-379, 1954.
- 33) Sprague, J. M.: The distribution of dorsal root fibers on motor cells in the lumbosacral spinal cord of the cat, and the site of excitatory and inhibitory terminals in monosynaptic pathways. *Proc. Roy. Soc. B.* 149: 534-556, 1958.
- 34) Nakano, K.: On the autonomic nuclei in the dog spinal cord. *Mie Med. J.* 18: 243-257, 1969.
- 35) Brodal, A.: *Neurological Anatomy. In Relation to Clinical Medicine*, 2nd ed., p. 550, Oxford University Press, New York, 1969.
- 36) Petras, J. M. & Cummings, J. F.: Autonomic neurons in the spinal cord of the rhesus

- monkey: a correlation of the findings of cytoarchitectonics and sympathectomy with fiber degeneration following dorsal rhizotomy. *J. comp. Neurol.* 146: 189-218, 1972.
- 37) 万年 徹・岩田 誠・豊倉康夫・長嶋和郎: 筋萎縮性側索硬化症 (ALS) の仙髄前角の所見とその臨床的意義. *神経内科* 3: 169-175, 1975.
- 38) Mannen, T., Iwata, M., Toyokura, Y. & Nagashima, K.: Preservation of a certain motoneurone group of the sacral cord in amyotrophic lateral sclerosis: its clinical significance. *J. Neurol. Neurosurg. Psychiat.* 40: 464-469, 1977.
- 39) 万年 徹・岩田 誠・井上聖啓・豊倉康夫・長嶋和郎: 筋萎縮性側索硬化症の仙髄病変, とくに Onuf 核の所見について. *神経進歩* 21: 481-488, 1977.
- 40) Mannen, T., Iwata, M., Toyokura, Y. & Nagashima, K.: Notes on a certain motoneuron group of the sacral cord in ALS and the Shy-Drager syndrome. In *Amyotrophic Lateral Sclerosis*, ed. Tsubaki, T. & Toyokura, Y., p. 201-207, Univ. Tokyo Press, Tokyo, 1979.
- 41) 山本悌司・高橋杏三・里見 肇・伊勢ひろみ: 仙髄副交感神経核と会陰横紋筋支配核の関連性について一逆行性軸索流を利用した実験的研究一. *脳神経* 30: 337-345, 1978.
- 42) Yamamoto, T., Satomi, H., Ise, H., Takatama, H. & Takahashi, K.: Sacral spinal innervations of the rectal and vesical smooth muscles and the sphincteric striated muscles as demonstrated by the horseradish peroxidase method. *Neurosci. Lett.* 7: 41-47, 1978.
- 43) 葛原茂樹: 会陰筋支配神経の仙髄における起始核について一逆行性軸索輸送を利用した研究一, 第 I 部ネコについて. *臨床神経* 19: 695-703, 1979.
- 44) Petras, J. M. & Cummings, J. F.: Sympathetic and parasympathetic innervation of the urinary bladder and urethra. *Brain Res.* 153: 363-367, 1978.
- 45) 葛原茂樹: 会陰筋支配神経の仙髄における起始核について一逆行性軸索輸送を利用した研究一, 第 II 部イヌについて. *臨床神経* 19: 704-711, 1979.
- 46) Nagashima, T., Beppu, H., Uono, M. & Yamada, H.: Demonstration of neuronal localization in Onufrowicz's group-X in rabbit by double labeling method. *Acta Histochem. Cytochem.* 12: 409-415, 1979.
- 47) Nakagawa, S.: Onuf's nucleus of the sacral cord in a South American monkey (Saimiri): its location and bilateral cortical input from area 4. *Brain Res.* 191: 337-344, 1980.
- 48) Nelson, P. G.: Interaction between spinal motoneurons of the cat. *J. Neurophysiol.* 29: 275-287, 1966.
- 49) Matthews, M. A., Willis, W. D. & Williams, V.: Dendrite bundles in lamina IX of cat spinal cord: a possible source for electrical interaction between motoneurons?. *Anat. Rec.* 171: 313-328, 1971.
- 50) Sotelo, C.: Morphological correlates of electrotonic coupling between neurons in mammalian nervous system. In *Golgi Centennial Symposium Proceeding*, ed. Santini, M., p. 355-365, Raven Press, New York, 1975.
- 51) Peters, A., Palay, S. L. & Webster, H. deF.: *The Fine Structure of the Nervous System: The Neurons and Supporting Cells*. p. 174-177, W. B. Saunders, Philadelphia, 1976.
- 52) Webber, Ch. L. Jr., Wurster, R. D. & Chung, J. M.: Cat phrenic nucleus architecture as revealed by horseradish peroxidase mapping. *Exp. Brain Res.* 35: 395-406, 1979.
- 53) Eccles, J. C., Eccles, R. M. & Lundberg, A.: Action potentials of alpha-motoneurons supplying fast and slow muscles. *J. Physiol.* 142: 275-291, 1958.
- 54) Kuno, M.: Excitability following antidromic activation in spinal motoneurons supplying red muscles. *J. Physiol.* 149: 374-393, 1959.
- 55) Mackel, R.: Segmental and descending control of the external urethral and anal sphincters in the cat. *J. Physiol.* 294: 105-122, 1979.
- 56) Gill, P. K. & Kuno, M.: Properties of phrenic motoneurons. *J. Physiol.* 168: 258-273, 1963.

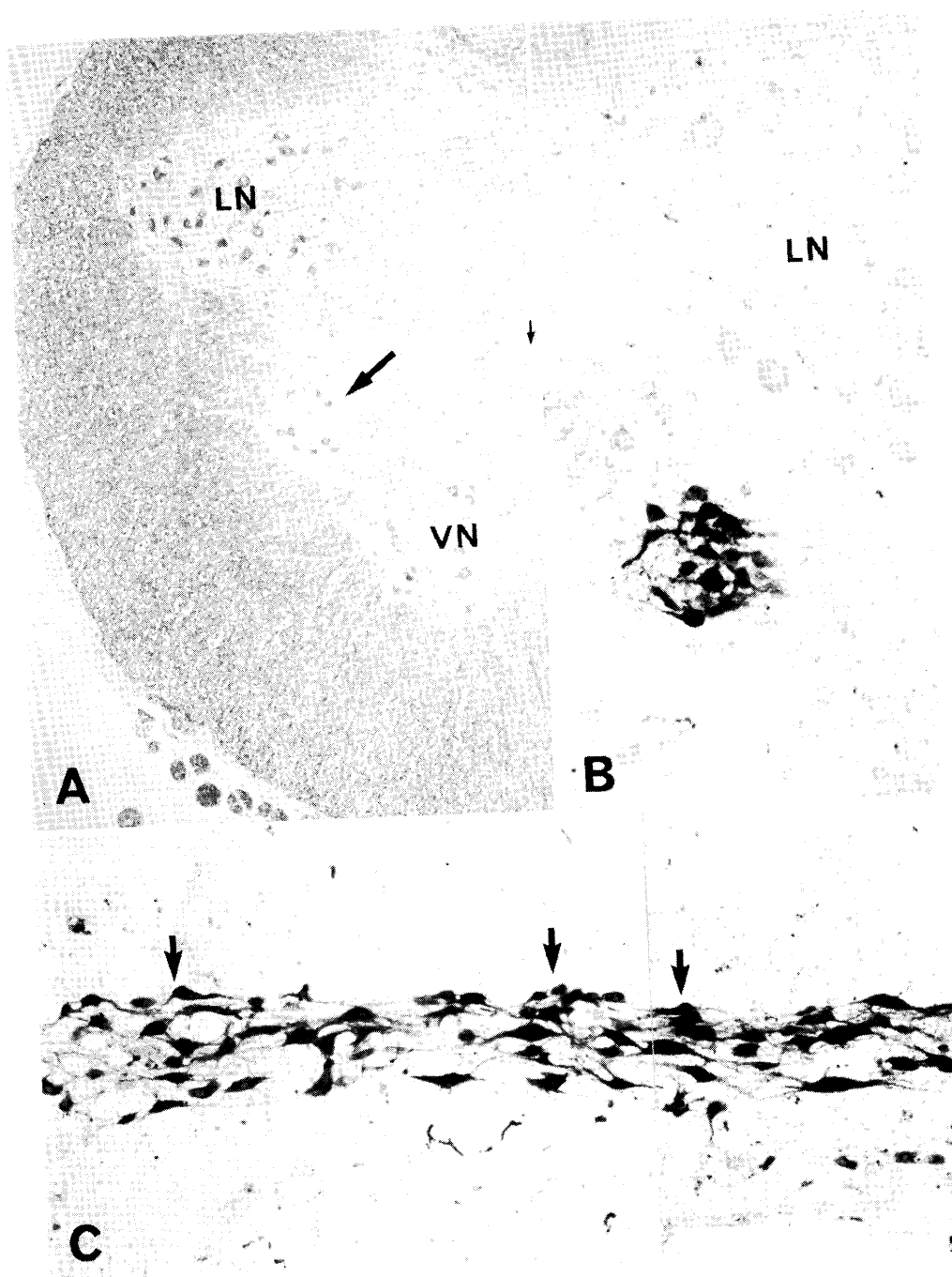


図1

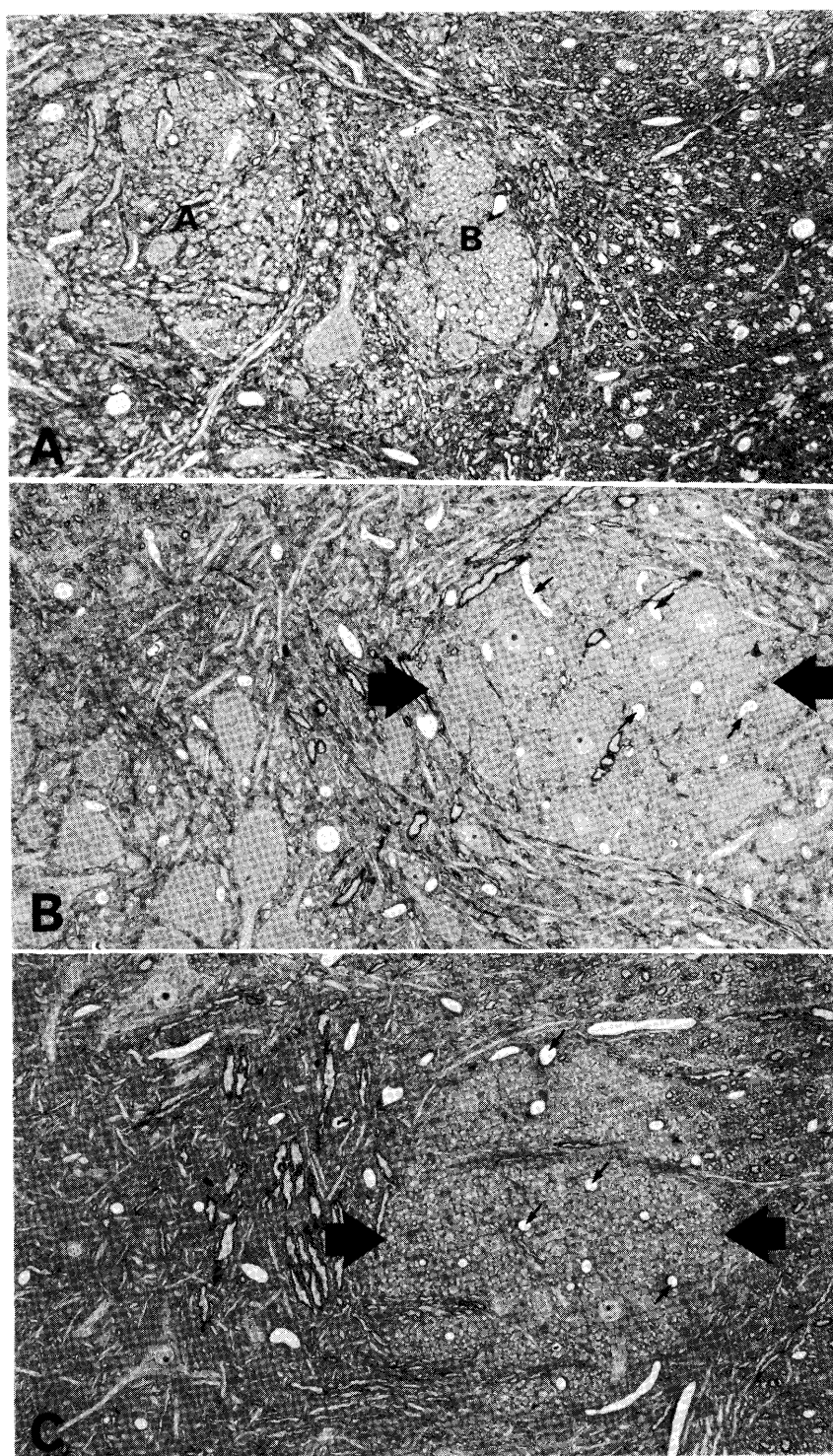


図 2

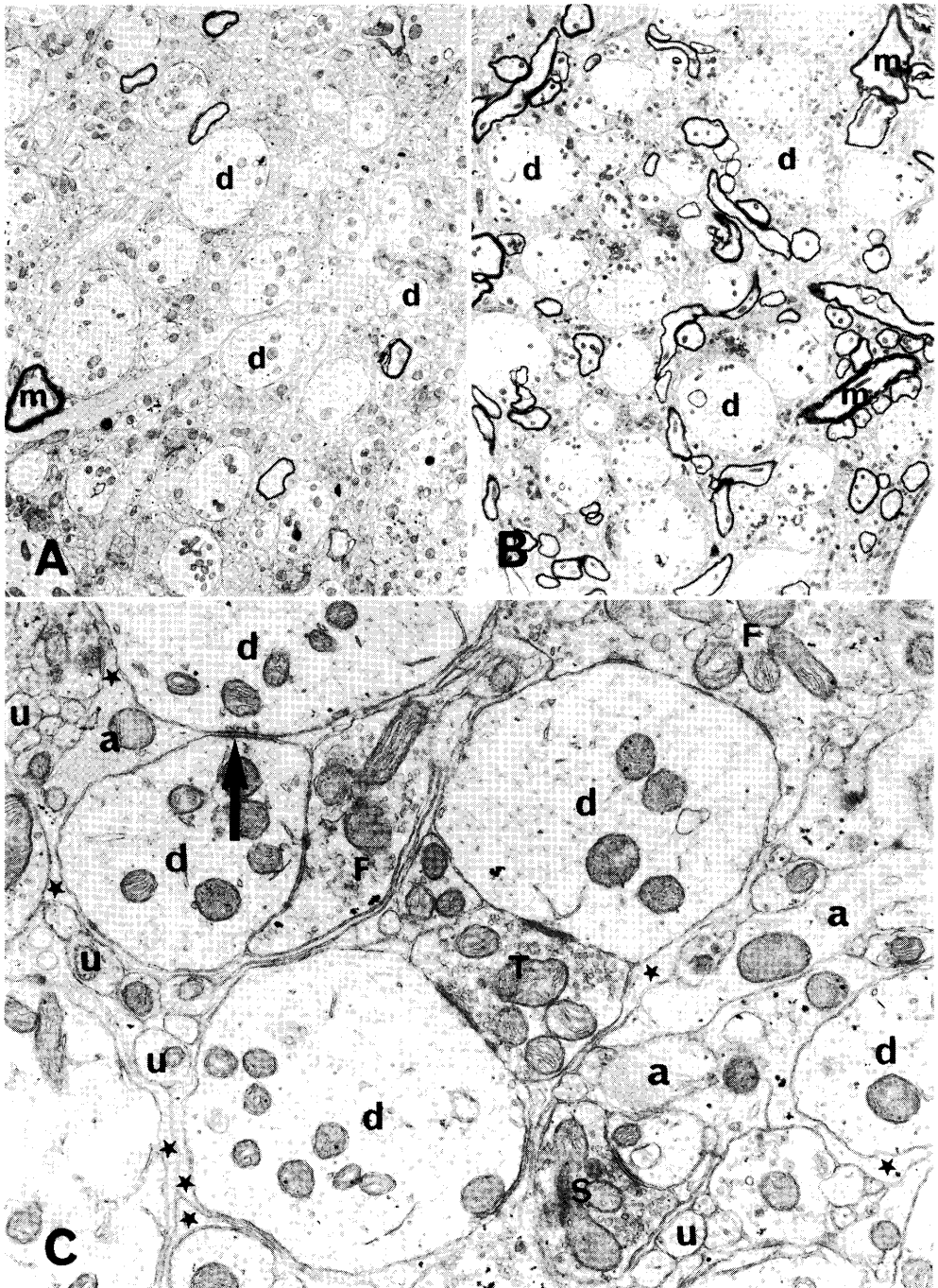


図3

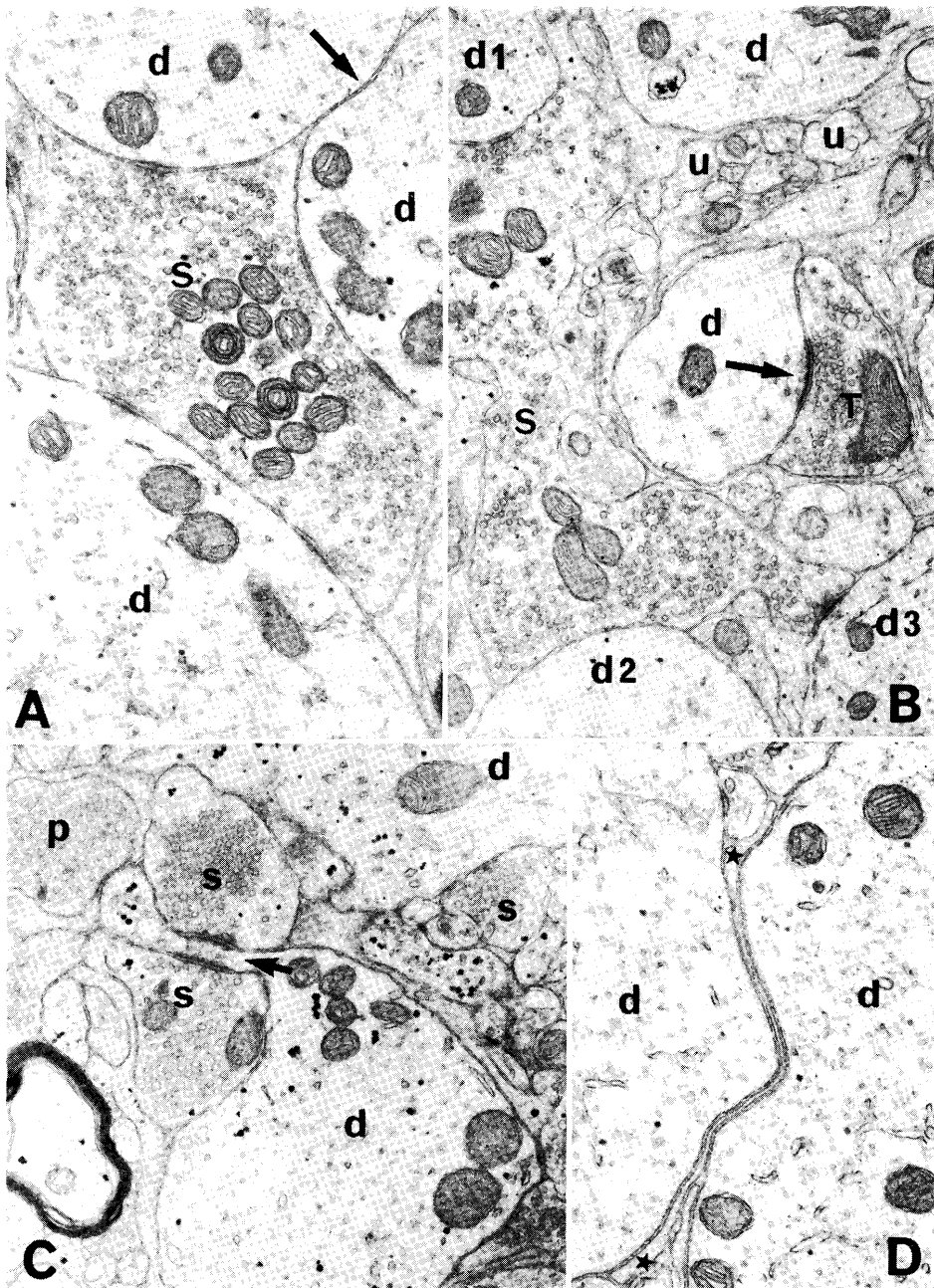


图 4

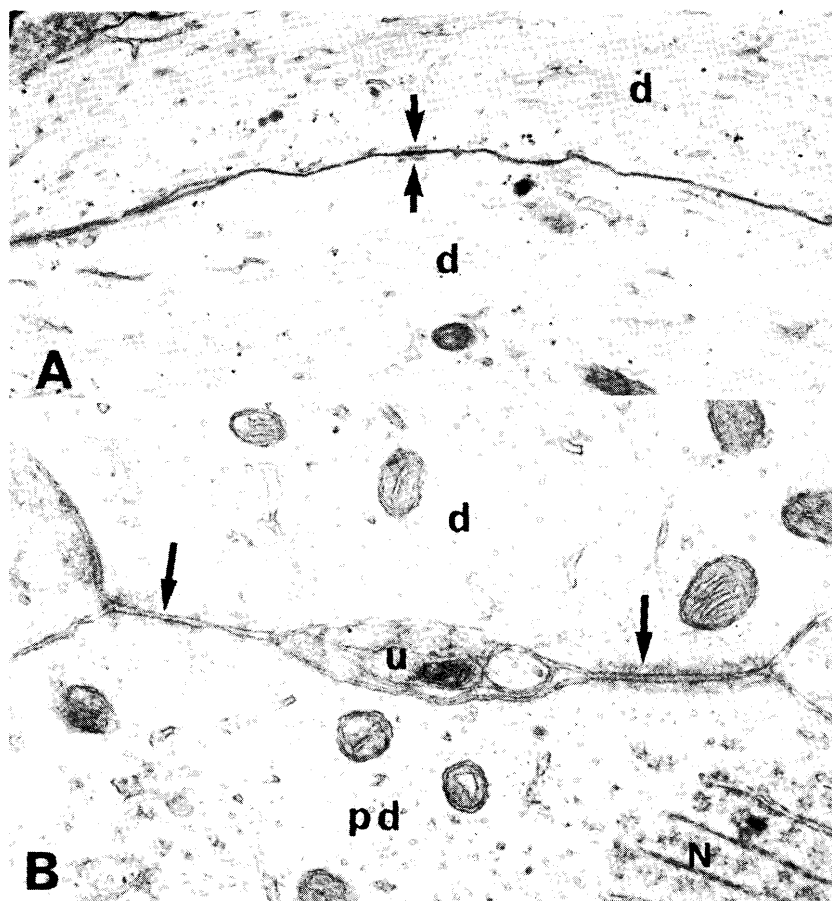


図 5

〔附 図 説 明〕

- 図1 A: ネコ第1仙髄尾側レベルの横断切片像。Onuf 核(大形矢印)は前角の腹外側に位置し、核の領域は周囲の組織より明るく、細胞は小形ないし中形である。前角の外側核(LN)および腹側核(VN)は、主として大形の細胞から構成される。小形矢印は中心管を示す。Klüver-Barrera 染色標本。×55
B: ネコの外肛門括約筋および坐骨海綿体筋に注入した HRP によって標識された Onuf 核細胞群の横断切片像。外側核(LN)は標識されていない。HRP 検出反応は deOlmos-Heimer 法によった。対比染色: cresylviolet。×100
C: Bと同様な実験を行なったネコの Onuf 核の縦断切片像。細胞は吻尾方向に細長く伸び、樹状突起も同方向に走行する。矢印は細胞の密度が比較的高い部分を示す。×100
- 図2 ネコ、イス、ニホンザルの Onuf 核領域の横断切片像。
A: ネコ。ネコの Onuf 核ニューロン群は、A群(A)とB群(B)のサブグループにわかれる。直径数ミクロンの円形の明るい構造は樹状突起で、B群の方がその密度が高い。
B: イス。
C: ニホンザル。
B、Cともに大形の矢印ではさまれた円形の領域が Onuf 核である。散在するニューロンの間に多数の樹状突起が存在する。小形矢印は一部の毛細血管を示す。
図2はすべて電顕包埋試料を1 μ m 切片とし、toluidine blue で染色した標本。×100
- 図3 樹状突起束(DB)の微細構造。
A: ニホンザルの Onuf 核の DB。×5,000
B: ネコの横隔神経核の DB。×3,000
多数の明るい円形構造は樹状突起(d)である。Onuf 核の方が横隔神経核より有髄神経線維(m)の数が少い。C: ネコ Onuf 核の DBの強拡大像で、樹状突起(d)、各タイプの神経終末(S: S型, T: T型, F: F型)、無髄神経(u)、星状膠細胞の突起(aと星印)が認められる。図の中央のT型終末は球形のシナプス小胞をもち、これとシナプスする二本の樹状突起のシナプス下膜にはそれぞれ数個の Taxi 小体が一列に並んでいる。右上の樹状突起はT型終末の他にF型の終末ともシナプスしている。左上の矢印は樹状突起間の接触部を示す。樹状突起表面の大部分は、星状膠細胞の突起(a)と薄く延びた細胞質(星印)で取り巻かれている。無髄神経線維は数本が束をなし、その一部は星状膠細胞の突起に包まれている。×20,000
- 図4 A: 1個の神経終末(S型)が三本の樹状突起(d)とシナプスしている。矢印は樹状突起間の casual apposition を示す。ネコの横隔神経核標本。×24,000
B: 1個の神経終末(S型)が樹状突起(D₁, D₃)とシナプスし、D₂と接触する。
D₁とD₃は約4 μ m 離れているが、同一の神経終末の支配を受けている。T: T型終末、矢印: Taxi 小体、u: 無髄神経線維、ニホンザルの Onuf 核標本。×21,000
C: クレスト・シナプス(crest synapse)。樹状突起棘の頸部に2個のS型終末(S)がシナプスし、棘の頸部にdense body(矢印)が一列に並ぶ。ネコの Onuf 核標本。×24,000
D: 二本の樹状突起間に介在する星状膠細胞の突起(星印から星印まで)。低倍率で観察するとA図矢印で示した casual apposition と区別できない。ネコの横隔神経核標本。×24,000
- 図5 樹状突起間の接触部。
A: 樹状突起(d)間の長い casual apposition。矢印はdense bodyを伴った接触部を示す。ネコの Onuf 核の縦断切片標本。×18,000
B: Nissl 小体(N)をもつ一次樹状突起(pd)と樹状突起(d)とのデスモゾーム様接着部。右側の矢印で示した接着部はデスモゾームの形態的特徴を示している。樹状突起の間に無髄神経線維(u)が数本と星状膠細胞の突起が介在する。ネコの横隔神経核標本。×40,000